Nachr. entomol. Ver. Apollo, N.F. 20 (3/4): 311-319 (2000)

Anmerkungen zur Biologie und zum Verhalten des Nagelflecks *Aglia tau* (LINNAEUS, 1758) (Lepidoptera: Saturniidae)

Kai FÜLDNER

Dr. Kai FÜLDNER, Institut für Forstzoologie und Waldschutz, Büsgenweg 3, D-37077 Göttingen

Zusammenfassung: Der Nagelfleck (*Aglia tau* (LINNAEUS, 1758)) zeichnet sich durch eine sehr kurze Begattungsfähigkeit der Weibchen und der Beschränkung der Flugaktivität der Männchen auf sonniges Wetter aus. Zusätzlich scheint bei *A. tau* die Partnerwahl auf den Ausschluß von Inzucht gerichtet zu sein. Die optimale Entwicklung der Raupe von *A. tau* in Abhängigkeit von der Futterqualität wird durch das jahreszeitlich frühe Erscheinen weitgehend gewährleistet. *A. tau* verfolgt eine „defensive" Vermehrungsstrategie, die vergleichsweise geringe Schwankungen in der Populationsdichte aufweist und eine Massenvermehrung durch Selbstregulierungsmechanismen verhindert. Dies stellt für die meisten Insektenarten die Regel dar, die somit durch ihre Anwesenheit die Diversität eines Lebensraumes steigern und als Konsumenten im Stoffkreislauf eingebunden sind.

Notes on the biology and behavior of *Aglia tau* (LINNAEUS 1758) (Lepidoptera: Saturniidae)

Abstract: *A. tau* is characterized by a very short ability of the female to copulate and the limitation of the flight activity of the male to sunny weather. If the weather is bad, part of the population can be excluded from the reproduction through this, when for example in warm but rainy weather a part of the moth hatches out but the males are not able to fly and the females lose their ability to attract males after a short period of time. In addition to that the choice of partner seems to be focused on the exclusion of inbreeding. The optimal development of the *A. tau* caterpillar in dependency of the quality of food is ensured to a large degree by the early appearance in the year, because the leaves of the beech (*Fagus sylvatica*, Fagaceae) are easier to consume for the caterpillar during this time. *A. tau* follows a defensive strategy of reproduction, which shows comparatively low variation in the density of population and which avoids a mass reproduction by self regulating mechanisms. This is a rule for most insects, who consequently improve the diversity of their habitat presence and are integrated in a cycle as consumers.

Einleitung

Der Nagelfleck zählt durch seine Größe und das auffällige Paarungsflugverhalten der ♂♂ zu den bekannteren einheimischen Lepidopterenarten. Er gehört in Mitteleuropa aufgrund der engen Bindung an verschiedene Buchenwaldgesellschaften zu den Leitarten des Fagions (auch wenn die Art nicht darauf beschränkt ist, siehe unter anderem NÄSSIG 1983). Jahrweise tritt die Art durchaus häufig auf, bildet jedoch im Gegensatz zu anderen Schmetterlingsarten dieses Lebensraumes (als Beispiel sei *Calliteara pudibunda* (LINNAEUS, 1758) [Lymantriidae] genannt) trotz des „unerschöpflich" erscheinenden Futterreservoirs keine Gradationen aus.

Durch Freilanduntersuchungen und Zucht unter Laborbedingungen konnten Einblicke in das Verhalten und die Biologie der Art gewonnen werden. Das hierbei verwendete Zuchtmaterial stammte aus im Freiland ausgesetzten und begatteten ♀♀, um Inzuchterscheinungen vorzubeugen.

Falterschlupf und Lebensdauer

Die Entwicklung der Imagines in der Puppenhülle wird bereits durch Temperaturen ab 5° C eingeleitet, die Falter erscheinen je nach Witterung nach den ersten längeren Warmphasen im Frühjahr. Die kurze Lebensdauer der Imagines, die nur auf die im Raupenstadium angesammelten Fettreserven zurückgreifen können, wird in erheblichem Umfang von der Umgebungstemperatur beeinflußt.

Bei Versuchen unter künstlichen Bedingungen (für die nachfolgend genannten Temperaturversuche gilt n = 10 je Geschlecht) wurden bei 22° C Dauertemperatur ♂♂ durchschnittlich nur 3-4, ♀♀ 5-6 Tage alt. Diese geringe Spanne verlängerte sich bei niedrigen Temperaturen erheblich: bei 12° C wurden die ♂♂ im Mittel 7-8 Tage, die ♀♀ 9-10 Tage, bei 5° C beide Geschlechter im Mittel 20 und im Maximum bis zu 24 Tagen alt. Falter beider Geschlechter, die 10 Tage bei 5° C kaltgestellt und anschließend erwärmt wurden, erreichten im Anschluß noch fast die Lebenserwartung der sofort warm gehaltenen Tiere. Die ♂♂ gingen ohne weiteres noch fertile Kopulas mit frischen ♀♀ ein, die ♀♀ wurden jedoch weder im Labor noch bei Aussetzversuchen im Freiland angeflogen. Die gleiche Situation ergab sich für 30 ♀♀, die bis zum vierten Lebenstag bei 15° C von den ♂♂ isoliert gehalten wurden. Trotz zu beobachtendem Lockverhalten der ♀♀ wurden in beiden Fällen offensichtlich keine Pheromone mehr ab-

gegeben. Zur Ablage unbefruchteter Eier, wie dies etwa ab dem fünften Lebenstag bei fast allen unbegatteten ♀♀ in geringem Umfang zu beobachten war, schritten auch die lange kühlgehaltenen Tiere nach einigen Tagen Warmstellung.

Durch die oftmals sehr wechselhaften Temperaturen zur Falterflugzeit im Frühjahr besteht die Gefahr, daß durch eine abrupt einbrechende Kaltphase frisch geschlüpfte Imagines über Tage und Wochen inaktiv bleiben müssen. So waren in dem milden Frühjahr 1990 bereits am 6. und 7. April ♂♂ in größerer Anzahl zu beobachten. Ein plötzlicher und zwei Wochen anhaltender Kaltlufteinbruch unterbrach die Flugzeit, erst am 23. IV. waren wieder Tiere zu sehen. Während die ♂♂ eine solche Phase, wie durch die Kühlstellungsversuche belegt, ohne Einfluß auf die Fertilität einen gewissen Zeitraum lang unbeschadet überstehen, fallen gleichalte ♀♀ dagegen nach wenigen Tagen für die Fortpflanzung aus. Die Häufigkeit der Art dürfte demnach, wie auch EBERT (1994) vermutet, weniger mit dem vorhandenen Nahrungsangebot als mit dem Witterungsablauf vor allem der Frühjahrsmonate zusammenhängen.

Flugverhalten der Männchen

Bei Freilandbeobachtungen während des ganzen Monats April konnte 1990 im Göttinger Wald (Lathyro-Fagetum auf Muschelkalk, 200 m ü. NN) eine auffällige Periodik im tageszeitlichen Flugrythmus der ♂♂ festgestellt werden. Die zwingende Voraussetzung für das Paarungsflug von *A. tau* war dabei Sonnenschein, an warmen, jedoch wolkigen Tagen fand kein Falterflug statt.

Der Flugbeginn der ♂♂ war offensichtlich eng mit der Erwärmung und der Feuchte des Bestandesbodens, an dem die Tiere im Laub gut getarnt ruhten, korreliert. Je nach Feuchte und dadurch bedingter Abtrocknung des Bodens war dies zwischen 10.30 und 11.30 Uhr der Fall. Die ersten Tiere tauchten stets an lichten Stellen wie Waldsäumen, Femellöchern oder Lichtungsrändern auf, wo hier am Bestandesrand ruhende Tiere von der Sonne offensichtlich schneller aktiviert wurden. Ein bis zwei Stunden später flogen die ersten Falter im beschatteten Waldinneren, wobei auch die Häufigkeit der Beobachtungen schlagartig zunahm; ein möglicher Hinweis darauf, daß der Großteil der Imagines im Bestandesinneren am Waldboden ruht. Gegen 14.00, etwa eine halbe Stunde anhaltend und unabhängig vom feuchtebedingten Beginn der Flugzeit am Morgen, war ein

auffälliges Flugmaximum zu erkennen und offensichtlich ein Großteil der männlichen Falter aktiv. Ein 30 m × 30 m großes, durch Band abtrassiertes Feld im Bestandesinneren wurde in der Zeit von 13.30 bis 14.30 42mal von ♂♂ überflogen (26. iv. 1990). Die Flugzeit endete gegen 16.30 (alle Zeiten MESZ).

Die Flugrichtung der ♂♂ lag überwiegend querab zum Wind, trotz des unstet wirkenden Fluges wurde eine Richtung beibehalten. Hindernisse wurden meist um-, fast nie überflogen, da sich die Tiere niemals höher als 3 m vom Boden entfernten. Freie Flächen wurden auffällig gemieden: während ein besonnter Waldweg noch ohne Richtungsänderung überquert wurde, drehten die ♂♂, die den Waldaußenrand erreichten, nach kurzem Flug parallel zum Bestandesrand wieder ins Bestandesinnere ab. Ein ringsum von Hochwald umgebener Jungwuchs von zwei Hektar Größe wurde in keinem Fall überflogen; in einem Fall drang ein ♂ einige Meter zwischen die jungen Bäume ein, um dann nach oben zu schießen und ins Altholz zurückzukehren.

Um die Freilandbeobachtungen zu ergänzen, wurden 30 ein bis zwei Tage alte ♂♂, die zuvor bei 12° C dunkel gestellt waren, in einen mit Tagesspektrallicht ausgeleuchteten 25 m² großen Flugraum bei konstant 22° C zusammen mit mehreren gleichaltrigen ♀♀ verbracht. Die Flugaktivität der ♂♂ gestaltete sich sehr unterschiedlich, so blieben einzelne Tiere unter diesen Kunstbedingungen die ganze Zeit regungslos. Die Mehrzahl begann nach dem Verbringen in den Flugraum und einer kurzen Warmzitterphase recht bald mit einem höchstens fünfminütigen Flug, um dann eine Pause von 30-60 Minuten einzulegen. Es flogen zeitgleich nur zwei bis drei Tiere, eine Konzentration der Aktivität zu einem bestimmten Zeitpunkt war nicht festzustellen. Mit den Freilandbeobachtungen scheint die individuell kurze Flugphase recht gut übereinzustimmen, die beobachtete tageszeitliche Kumulation um 14.00 im Freiland könnte durch Sonnenstand, Tageslänge und Bestandeserwärmung beeinflußt sein.

Im Gegensatz zum rein nachtaktiven ♀♀, das gerne an künstliche Lichtquellen anfliegt, werden Funde von ♂♂ am Licht zumeist mit gewissem Erstaunen und als Besonderheit festgestellt. Solche Funde scheinen jedoch eher die Regel als die Ausnahme darzustellen (zum Beispiel Weidemann & Köhler 1996, Herrmann in Ebert 1994); bei eigenen Lichtfängen 1997 und 1998 flogen ♂♂ wie ♀♀ mit 2-4 Exemplaren je Geschlecht und

Abend in etwa gleicher Anzahl an (Quecksilberdampflampe 50 W). Hierbei war die Lampe an einer Hauswand etwa 100 Meter vom Waldrand entfernt befestigt, wonach die männlichen Faltern in diesem Falle den Bestand offensichtlich auch über weitere Entfernungen verließen. Inwieweit bei solchen Nachtaktivitäten der ♂♂ auch ♀♀ angeflogen und begattet werden, ist unklar. Im Laborversuch konnte eine solche Situation in keinem Fall beobachtet werden.

Paarungsverhalten

Um den Anflug der ♂♂ zu den ♀♀ im Freiland beobachten zu können, wurden eine Reihe ♀♀ aus der Laborzucht im Untersuchungsbestand an verschiedenen Stellen in würfelförmigen Gazekäfigen ausgesetzt, durch die eine Paarung nicht möglich war. Der Versuch wurde durch das Alter der ♀♀ und die Positionierung der Tiere variiert. So wurden bis drei Tage alte Tiere meist von mehreren ♂♂ gleichzeitig angeflogen, während ältere ♀♀ (siehe oben) in keinem Fall Beachtung fanden. Ein im Bestandesinneren heftig umworbenes ♀ (12 Anflüge in 10 Minuten) wurde etwa 50 m weiter an den Bestandesrand verbracht; sofort ließ die Attraktivität für die ♂♂ deutlich nach, und nur zwei männliche Falter flogen an. Nochmals 20 m weiter auf eine dem Waldrand vorgelagerte Freifläche gestellt, wurde dieses Tier nicht mehr beachtet.

Die ♂♂ näherten sich stets entgegen der Windrichtung. Etwa zwei Meter vor dem ♀ ging der schnelle Flug in ein langsames Schwirren über, so daß man das Tier mit der Hand greifen konnte. Auffällig war, daß viele Anflüge nur „inkonsequent" durchgeführt wurden, das heißt nach einer kurzen Annäherung flog das ♂ weiter. Dies war gleichermaßen bei ♀♀ zu beobachten, die ohne Käfig frei in die Bodenvegetation gesetzt wurden. Nur einige der anfliegenden ♂♂ interessierten sich intensiver für das ♀ und versuchten auch, es zu begatten. Unter Laborbedingungen waren Paarungen zwischen Geschwistern kaum zu erreichen, während dieselben ♀♀, im Freiland ausgesetzt, problemlos begattet wurden. Dieses mit einem hohen vergeblichen Energieaufwand verknüpfte Auswahlverfahren durch die ♂♂ könnte mit dem Erhalt genetischer Vielfalt innerhalb der Art zusammenhängen. Bei vielen Spinnerarten läßt sich feststellen, daß durch wiederholte Inzucht die Neigung der Falter, noch eine Kopula untereinander einzugehen, immer stärker nachläßt (FRIEDRICH 1983). Ob ♂♂ von *A. tau* verwandte ♀♀ aufgrund der ausgesandten Pheromone individuell erken-

nen können und dann nicht beachten, konnte aufgrund der Beobachtungen nicht sicher festgestellt werden, es könnte aber eine mögliche Strategie zur Inzuchtvermeidung sein.

Eiablage

Die Eier werden in Gruppen von 10-12 Stück überwiegend an Zweigen abgelegt. Freilandbeobachtungen von Eiablagen gelangen in Einzelfällen an Büschen oder niedrigen Bäumen in 2-4 m Höhe. Belegt wurden neben der Buche auch Linde und Salweide (Ebert 1994). Hierbei dürfte es sich, bezogen auf die Höhenschichtung, jedoch nicht um das typische Ablagestratum handeln, so fanden sich beispielsweise bei intensiven Untersuchungen an Buchenvoranbauten und Buchennaturverjüngungen im Harz an den 1-3 m großen Bäumchen trotz häufiger Imaginalbeobachtungen in keinem Fall Raupen von *A. tau* (Biernath 1997). Die gelegentlichen Eifunde an der Stammbasis von Rotbuchen (Meier & Steiner 1988) stellen sicher ein Fehlverhalten des Weibchens dar, da die hier ausschlüpfenden Raupen nur geringe Überlebenschancen haben dürften. In den wenig unterwuchsreichen Buchenhallenwäldern mit Vorkommen von *A. tau* ist die Art auf die Besiedlung von Altbäumen angewiesen; anders wäre die in solchen Wäldern oft recht hohe Populationsdichte auch nicht erklärbar. Eiablagen im Kronenbereich sind aufgrund der technischen Schwierigkeiten zwar kaum zu dokumentieren, Einzelhinweise auf ein solches Verhalten lassen ich jedoch finden. Raupenfunde am Boden unter Altbäumen nach Gewittern, die offensichtlich aus dem Kronenbereich heruntergeworfen wurden, sprechen genauso dafür wie der von Ebert (1994) erwähnte Raupenfund an einem eingetopften Ahorn auf dem Balkon im achten Stock eines Hochhauses.

Larvalentwicklung

Über die Anzahl der Larvalstadien finden sich in der Literatur unterschiedliche Angaben. Weidemann & Köhler (1996) bilden eine „L_4"-Raupe mit Dornauswüchsen und eine „L_5" ohne Dornen ab, Ebert (1994) bereits eine L_4 ohne Dornen. Übereinstimmung herrscht darüber, daß das dornenlose Raupenstadium auch das letzte in der Entwicklung darstellt. Bei eigenen Zuchten konnten in allen Fällen nur vier Häutungsstadien festgestellt werden. In den ersten zwei Stadien weisen die weiß-rot gefärbten Rückendornen noch Verzweigungen auf, die im dritten Stadium dann

verschwinden. Die L_4 zeigte sich dann als die typische unbedornte, gedrungene Altraupe.

Die von FRIEDRICH (1983) beschriebene hohe Verlustrate durch gegenseitiges Einspinnen der Jungraupen unter Zuchtbedingungen konnte überraschenderweise nicht beobachtet werden, obwohl ein Teil der frisch ausgeschlüpften Tiere bewußt auf engem Raum gehalten wurde. Eine Unverträglichkeit der Tiere untereinander war dagegen festzustellen, bei gegenseitigen Berührungen wurde mit heftigen Abwehrbewegungen reagiert. Gab man den Raupen die Möglichkeit, verteilten sie sich recht schnell und beanspruchten jede für sich ein Blatt als Ruhe- und Fraßort.

Auffällig war die hohe Temperaturverträglichkeit der Raupen. Ein Teil der Tiere wurde in einem Gewächshaus unter 32° C Tag- (16 Stunden) und 20° C Nachttemperatur (8 Stunden) aufgezogen. Das Raupenstadium wurde unter diesen Bedingungen in durchschnittlich 37 Tagen durchlaufen, während unter 25/15° C gehaltene Tiere im Mittel 48 Tage benötigten. Die resultierenden Puppen beider Temperaturreihen waren gleichgroß, die bei vielen anderen Lepidopterenarten zu beobachtende Abnahme der Körpergröße bei Zucht unter erhöhten Temperaturen traf für diesen Fall offenbar nicht zu.

Fraßversuche wurden (1.) an eingetopften, etwa 2-3 m großen Buchen, (2.) mit Schnittfutter aus besonnten Bereichen des Baumes und (3.) mit Schnittfutter aus dem Schattkronenbereich durchgeführt.

Die eingetopften Pflanzen bildeten durch den Pflanzschock bedingt nur recht kleine und harte Blätter aus. Diese wurden von den daran angesetzten Raupen zwar befressen, jedoch kam es vor allem im dritten Stadium dazu, daß ein Großteil der Tiere wiederholt den Fraßbaum verließ und auch nicht wieder dazu zu bewegen war, hier weiterzufressen, wogegen gereichtes Schnittfutter problemlos angenommen wurde. Die von Beginn an Schnittfutter gehaltenen Raupen verließen in keinem Fall den Fraßort, jedoch war auch hier ein deutlicher Unterschied hinsichtlich der gereichten Futterqualität zu erkennen. Die weichen Schattenblätter führten zu einer schnelleren Entwicklung mit höheren durchschnittlichen Puppengewichten als bei den mit den härteren Lichtblättern gefütterten Tieren.

Bast und Blätter von Laubbäumen weisen im Verlauf der Vegetationsperiode eine deutliche Zunahme an für Phytophage ungünstigen Inhaltsstoffen wie Catechin oder Proanthocyanidin auf (FEENY 1968, KÖNIG

1992). Je früher die Larvalentwicklung von *A. tau* jahreszeitlich einsetzen kann, desto eher finden die ausschlüpfenden Räupchen noch günstige Nahrungsbedingungen vor. Da die harten Blätter der Lichtkrone auch für die Altraupe eine offensichtlich schwierig zu erschließende Nahrungsquelle darstellt, ist die weitere Raupenentwicklung im Frühsommer dann eher im Schattkronenbereich zu vermuten.

Verpuppung und Überwinterung

Ähnlich wie bei einer Reihe von anderen grünen Saturniiden- und Sphingidenraupen zeigt auch die Raupe von *A. tau* ihre Verpuppungsbereitschaft durch eine Verfärbung mit rötlichen und bräunlichen Tönen an, die den Tieren ein schmutzigfarbenes Aussehen geben. Die Klammerfähigkeit der Bauchfüße läßt in dieser Phase sehr schnell nach, und die Tiere verlieren die Fähigkeit, sich an Zweigen oder Rinde festzuhalten. Ein Abbaumen durch Herabkriechen am Buchenstamm erscheint so kaum möglich, wahrscheinlicher ist das „Sichfallenlassen" der Raupe aus der Krone. Der Raupenkörper ist in dieser Phase im Gegensatz zur der noch fressenden Raupe sehr fest und kompakt und dürfte einen solchen Sturz aus 30 m Höhe in weiches Buchenlaub ohne weiteres vertragen. Diese Vermutung ließ sich durch einen recht drastischen Versuch belegen, bei dem aus etwa 10 m Höhe verpuppungsbereite Raupen auf laubbedeckten Boden fallengelassen wurden, dabei aber in keinem Fall Verletzungen aufwiesen.

Verfärbte, zuvor jedoch noch regungslos sitzende Raupen verschwanden ohne langes Umherlaufen sofort in bereitgestellter Streu und verhielten sich damit anders als beispielsweise viele Schwärmerarten, die auf der Suche nach einem geeigneten Verpuppungsplatz oftmals erhebliche Strecken zurücklegen. Im Freiland dürften die Puppen daher unmittelbar unter dem Baum, an dem die Raupe gefressen hat, zu finden sein. Da die Eiablage in Gruppen erfolgt und oftmals mehrere nebeneinander liegende Ästchen belegt werden, liegen demnach bei erfolgreicher Raupenentwicklung die Geschwisterpuppen nahe beieinander im Boden. Die Verpuppung erfolgt in einem lockeren Gespinst zwischen zersetztem Buchenlaub noch oberhalb des Mineralbodenhorizontes.

In den Zuchten waren relativ hohe Anteile an überliegenden Puppen zu verzeichnen, die unabhängig von den Elternteilen bei 20–30 % lagen. Solche unter künstlichen Bedingungen entstandenen Ergebnisse sind nur

mit größter Zurückhaltung auf die Situation im Freiland übertragbar und gerade quantitativ wenig aussagekräftig. Daß *A. tau* aber auch unter Freilandbedingungen regelmäßig Überlieger ausbildet, zeigen wiederholte Funde von lebenden Puppen im Mai, die offensichtlich nicht in den verschiedenen Fundjahren zur Entwicklung gekommen waren, aber auch nicht Nachkommen der aktuell schwärmenden Population sein konnten.

Literatur

Biernath, M. (1997): Phytophage und antagonistische Arthropoden in Beziehung zu tierbürtigen Pflanzenschäden an Jungbuchen (*Fagus sylvatica* L.) in Naturverjüngungen und Voranbauten des Harzes. – Dissertation, Forstliche Fakultät Uni Göttingen (Cuvillier Verlag), 273 S.

Ebert, G. (1994) (Hrsg.): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Bd. 4: Nachtfalter II. – Stuttgart (Ulmer), 535 S.

Feeny, P. P. (1968): Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. – J. Insect Physiol. **14**: 805–817.

Friedrich, E. (1983): Handbuch der Schmetterlingszucht. 2. erw. Aufl. – Stuttgart (Franck), 176 S.

König, J. (1992): Ökologische und physiologische Untersuchungen zur Disposition der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in der Altersphase für den Befall durch die Buchenwollschildlaus (*Cryptococcus fagisuga* Lind.) – Dissertation, Forstw. FB Uni Göttingen, 131 S.

Meier, M., & Steiner, A. (1988): Die Großschmetterlinge von Tübingen und Umgebung unter Berücksichtigung faunistisch-ökologischer Aspekte, Teil 2. – Veröff. Natursch. u. Landschaftspflege Bad.-Württ. **63**: 331–373.

Nässig, W. A. (1983): Ergänzende Bemerkungen zur Verbreitung von *Aglia tau* L. in Südeuropa (Lepidoptera: Saturniidae: Agliinae). – Neue entomol. Nachr. **6**: 67–68 (+ Abb. S. 66).

Weidemann, H. J., & Köhler, J. (1996): Nachtfalter. Spinner und Schwärmer. – Melsungen (Naturbuch), 512 S.

Eingang: 11. xi. 1999

 ISSN 0723-9912